Atalanta (Oktober 1990) 21(1/2):69-75, Würzburg, ISSN 0171-0079

Die Wanderfalterforschung in Europa - Überblick und Ausblick von ULF EITSCHBERGER *

Seit der Veröffentlichung des Buches "The Migration of Butterflies" durch WILLIAMS im Jahre 1930 schenkt man dem Wanderverhalten der Insekten eine größere Aufmerksamkeit. Erst nach dem 2. Weltkrieg kam es allerdings in einigen Ländern Europas zu Vereinigungen, deren Zielsetzung es war, die Insektenmigration, schwerpunktmäßig dabei die Schmetterlinge, zu erforschen.

Solche Vereinigungen bildeten sich in den Niederlanden, der Schweiz, in Österreich, in England, kurzzeitig unter RADOVANOVIC auch in Jugoslawien. In jüngster Zeit werden jetzt auch in Belgien die Wanderfalter systematisch erfaßt. Nach dem heutigen Stand arbeiten nur noch die Gruppen in Belgien, in der Schweiz und in Deutschland. Inwieweit die Wanderfalterforschung in den Niederlanden noch von Lempke weitergeführt werden kann, bleibt abzuwarten. Die "Deutsche Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen" (DFZS) wurde 1963 durch Dr. h.c. Kurt Harz gegründet. Als Sprachorgan dieser Vereinigung entstand die Atalanta. In der Atalanta wurden dann bis Anfang der 70er Jahre Arbeiten über die Insektenmigration veröffentlicht. Arbeiten gleichen Tenors, die in anderen Zeitschriften publiziert worden sind, wurden, soweit Kenntnisse davon vorlagen, besprochen. Als HARTMUT STEINIGER und ich im Jahr 1970 die Leitung der DFZS übernahmen, galt es zunächst, viele der zahllosen Mitarbeiter als Mitglieder zu gewinnen, um durch deren Beiträge finanziell unabhängig zu werden, da der Staat keine Mittel mehr zur Verfügung stellen wollte. Dies ist uns soweit geglückt, daß wir auch heute noch existieren. Die Gelder reichen aber gerade immer nur für die laufenden Geschäftsunkosten sowie den Druck der Atalanta. Gelder für Forschungsprogramme sind somit nicht vorhanden.

Das zweite vorrangige Ziel war es, neue Impulse zu geben, um die Migrationsforschung neu zu beleben. Dies taten wir durch die Herausgabe von Atalanta 4(3) mit dem viersprachigen "Aufruf zur internationalen Zusammenarbeit an der Erforschung der Wanderphänomens bei Insekten". Hierin faßten wir die vorgegebenen Definitionen der Wanderfaltergruppen von Koch und Warnecke neu und ordneten die Arten nach ihrem Verhalten diesen neuen Gruppen zu. Durch diese Arbeit und die daraus gewonnenen Erkenntnisse konnten wir zuletzt 1980 eine Neueinteilung der Wanderfalter vornehmen und gleichzeitig die Gruppe der Saisonwanderer aufgrund physiologischer Unterschiede aufgliedern.

Bei der Einteilung haben wir darauf geachtet, daß in einem einfachen Schema, welches auch in der Praxis Anwendung finden kann, alle Formen echter Wanderungen unterzubringen sind. Alle Arten von Dispersion oder Ortswechsel, die wir nicht zum tatsächlichen Wandergeschehen rechnen, blieben unberücksichtigt. GATTER (1981), der dies nicht tut, kommt so zu einem unübersichtlichen, unpraktikablen System, daß u.E. den tatsächlichen

^{*} Vortrag, gehalten auf dem International Congress on Butterfly Conservation in Wageningen, 1989

Gegebenheiten echter Wanderungen nicht gerecht wird. Wir haben die Wanderfalter nach ihrem Verhalten in vier Gruppen eingeteilt, auf die hier kurz eingegangen werden soll: Gruppe I: Saisonwanderer 1. Ordnung

Definition: Arten, die alljährlich zu bestimmten Zeiten ihre Ursprungsgebiete verlassen (emigrieren) und aktiv andere Gebiete (das Ziel liegt von vornherein fest) aufsuchen (immigrieren), um dort Nachkommen zu erzeugen. Die Nachkommen wandern anschließend in die Ursprungsgebiete zurück, um dort ebenso für Nachkommenschaft zu sorgen.

Gruppe II: Saisonwanderer 2. Ordnung

Definition: Arten, die alljährlich zu bestimmten Zeiten ihre Ursprungsgebiete verlassen und aktiv andere Gebiete aufsuchen, um dort zu überdauern (Überwintern oder Übersommern). Nach Beendigung dieser Ruhepause (Diapause) wandern sie in die Ursprungsgebiete zurück, um dort für Nachkommenschaft zu sorgen.

Gruppe III: Binnenwanderer 1. Ordnung

Definition: Arten, die innerhalb ihres Verbreitungsgebietes gerichtete Wanderflüge unternehmen

Gruppe IV: Binnenwanderer 2. Ordnung

Definition: Arten, die innerhalb ihres Verbreitungsgebietes gerichtete Wanderflüge unternehmen, jedoch darüberhinaus mehr oder weniger häufig und mehr oder weniger tief in Gebiete vorstoßen, in denen sie nicht bodenständig werden können. Ihre etwaigen Nachkommen wandern anschließend nicht in die Ausgangsgebiete zurück, sondern gehen zugrunde.

Gruppe V:

In diese Gruppe, die der ehemaligen Gruppe IV entspricht, stellen wir wieder die wanderverdächtigen Arten, Arealerweiterer, Arten, die zu extremen Populationsschwankungen neigen, etc.

Begründungen und Beispiele:

Zu Gruppe I und II (Saisonwanderer):

Bei den Saisonwanderern spielt sich das Wandergeschehen alljährlich periodisch wiederkehrend ab. Eine weitere Gemeinsamkeit besteht darin, daß die Ursprungsgebiete bei allen Arten nahezu von der gesamten Population verlassen werden. Ebenso verhält es sich mit den Immigrationsgebieten, die dann die Emigrationsgebiete für die Rückwanderer darstellen.

Der hauptsächliche Unterschied zwischen Saisonwanderern 1. und 2. Ordnung besteht darin, daß die Saisonwanderer 1. Ordnung ungünstigen Vegetationsperioden, in denen ein Überleben in irgendeinem Entwicklungsstadium erschwert oder unmöglich ist, ausweichen, indem sie andere, für sie günstigere Gebiete aufsuchen und sich dort sofort

wieder vermehren. Ein längerer Stillstand in der Gonadenreife erfolgt nicht, so daß eine Generation der anderen folgt (z.B. bei C. cardui oder A. gamma).

Bei den Salsonwanderern 2. Ordnung ruht dagegen in der Überdauerungsphase die Gonadenreife. Die Gonadenreife mit gleichzeitig einsetzendem Paarungstrieb erfolgt gegen Ende der Überdauerungsphase. Zugleich setzt auch die Rückwanderung in die Ursprungsgebiete ein, so daß folglich die gleichen Individuen aus dem Ort der Überdauerung emlgrieren, in das sie zuvor immigriert waren (z.B. Danaus plexippus (URQUHART & URQUHART, 1976) und Agrotis infusa (COMMON, 1954)). Während der Ruhepause sind die Eizellen unentwickelt, wobei gleichzeitig ein starker Fettkörper als Energiespeicher vorhanden ist (COMMON, I.c.; EITSCHBERGER, 1970). Bei einsetzender Wanderphase nimmt der Fettkörper in dem Maße ab, wie Eier ausreifen und abgelegt werden. Die Stärke des Fettkörpers ist also umgekehrt proportional zu der entwickelten und abgelegten Elmenge (was eigentlich für alle Lepidopteren zutrifft) (EITSCHBERGER, I.c.).

Libythea celtis, die wir aufgrund der Arbeit von SCHAIDER (1976) mit in die Liste der Wanderfalter aufnehmen wollen, rechnen wir nach den z.T. neuen Definitionen zu den Salsonwanderern 2. Ordnung. Innerhalb dieser Gruppe nimmt diese Art jedoch eine Sonderstellung ein. Die Tiere legen nach der Rückwanderung (bei der noch keine Gonadenreife erfolgt) aus den höheren Lagen der Gebirge in die Ursprungsgeblete eine weitere Überdauerungsphase (Überwinterung) ein. Die Fortpflanzung erfolgt dann nach dieser Überdauerungsphase. L. celtis ist somit einbrütig (HIGGINS & RILEY, 1978; WOLFS-BERGER, 1966), wohingegen alle anderen bisher bekannten Vertreter dieser Gruppe mehrbrütig sein können.

Aufgrund des Wanderverhaltens gehört Danaus plexippus eindeutig zu den Saisonwanderern 2. Ordnung. Das sporadische Auftreten von Faltern an den Westküsten Europas, hauptsächlich in England, dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit auf zufällige Verfrachtung durch Höhenwinde zurückzuführen sein (Burton & French, 1969; Williams, 1930:225-226). Die Populationen auf den Kanarischen Inseln und auf Madeira, von denen bisher noch keine Wanderung nachgewiesen worden ist, könnten ohne weiteres den gleichen Ursprung haben. Auf diesen Inseln sind die ökologischen Verhältnisse (Temperatur, Luftfeuchte) so, daß die Art eine Generation nach der anderen bilden kann, ohne eine Überdauerungsphase mit vorangehender Wanderung einlegen zu müssen. Genaue Untersuchungen stehen jedoch noch aus.

Zu Gruppe III und IV (Binnenwanderer):

Binnenwanderer unterscheiden sich bezüglich des Wanderverhaltens grundlegend von den Saisonwanderern. Ein Wandern erfolgt weder jährlich noch periodisch. Der Wandertrieb ist aber vorhanden und kann zeitweilig durch äußere Faktoren ausgelöst werden. Hierbei spielt eine hohe Populationsdichte vermutlich die entscheidende Rolle zur Auslösung von Wanderungen. Diese Wanderungen sind nicht ursächlich zur Erhaltung der Art notwendig. Alle Binnenwanderer sind außerdem dazu in der Lage, am Ort ihrer Geburt in irgendelnem Entwicklungsstadium zu überdauern und damit zu überleben.

Jetzt sind wir leider wieder an einem Punkt der Stagnation angelangt. Durch das neue Bundesartenschutzgesetz, welches aus sammelnden Entomologen Kriminelle macht, werden es jetzt spürbar immer weniger aktive Mitarbeiter von den ca. 800 Mitgliedern der

DFZS, die alljährlich ihre Beobachtungen melden. Einige haben sich aus diesem Grund auch völlig zurückgezogen und sind aus der Vereinigung ausgetreten. Andere halten die Jahresberichte nur für wertlose Fundortaufzählungen. Daß ein Vergleich der Berichte mehrerer Jahre und mit den Berichten anderer Wanderfalterzentralen sehr wohl einen guten Überblick über das Wandergeschehen geben kann, wird leider nicht erkannt. Schnelle Forschungsarbeiten mit spektakulären Ergebnissen sind einfach zu betreiben. Wo aber Zähigkeit und Ausdauer über viele Jahre bei der Verfolgung von Zielen Voraussetzung sind, da trennt sich schnell die Spreu vom Weizen.

Research on migrant Lepidoptera in Europe: review and prospects

Summary

A short review of the history of Lepidoptera migration research in Europe is given. Special attention is paid to Western Germany. The new classification of migrating Lepidoptera proposed in 1980 is presented and explained. Problems arising in daily work are considered.

Introduction

The publication of the book "The Migration of Butterflies" by C. B. WILLIAMS in 1930 encouraged research in the migratory behaviour of insects. But it was not until the end of World War II that special insect migration societies were founded in several European countries. They concentrated on the investigation of that phenomenon in the Lepidoptera. Such associations were established in the Netherlands, Switzerland, Austria, Great Britain, Western Germany and for a short time also in Yugoslavia under the leadership of RADOVANOVIC. Quite recently the systematic recording of migrant Lepidoptera started in Belgium, too.

Today only the groups in Belgium, Germany and Switzerland are still active. To what extent migration research in the Netherlands can be carried on by Lempke remains to be seen.

Research in West germany

The "Deutsche Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen" (German Research Centre for Lepidoptera Migration) was founded in 1963 by Dr. h.c. Kurt Harz. Simultaneously the society started a periodical named Atalanta. It became a forum for the publication of observations and results of insect migration studies. Papers on related work published elsewhere were reviewed whenever possible.

When the management of the DFZS passed over to H. STEINIGER and the author in 1970, they had to overcome several severe handicaps: Government had stopped financial support of the association; and collaborators had to be won over as paying members of the DFZS to ensure the society's independence. The proof of success is the continued existence of the DFZS today. However, income is just enough to equal business expenditure and to publish Atalanta. No money is therefore left over for research programmes. Another goal was to reencourage migration research. This resulted in an "Appeal for International Cooperation into Research of the Migration of Insects" which was published in four languages in Atalanta 4(3) in 1973. In this paper the various groups of migrating Lepi-

doptera as considered by M. KOCH and G. WARNECKE were redefined and elaborated upon them.

The new classification

Based on this work and supported by newly acquired knowledge, a new classification of migrant Lepidoptera was introduced in 1980. The main difference from former classifications was the subdivision of seasonal migrants according to their physiological pecularities. The authors tried to construct a simple but complete scheme of all forms of migratory behaviour, not only of interest to theorists, but also suitable for practical work. They omitted all kinds of dispersal that are not really migratory. In contrast GATTER (1981) established a complex and impractical classification, which in the author's opinion doesn't reflect the known facts of real migration.

Migrating Lepidoptera were divided into four groups according to their behaviour. These groups will now be described:

Group I: Seasonal migrants 1st degree

Definition: Species, which every year, at given times, leave their regions of origin to actively immigrate into fixed regions where they produce their offspring. This offspring returns to their parents' birthplace to produce their offspring and thus close the circle.

Group II: Seasonal migrants 2nd degree

Definition: Species, which every year, at given times, leave their regions of origin to actively immigrate into other regions, where they will survive winter or summer. Having finished the pause they return to their original locations to produce their offspring.

Group III: Inland migrants 1sr degree

Definition: Species, which undertake directional migrations within their area of distribution.

Group IV: Inland migrants 2nd degree

Definition: Species, which from time to time immigrate into regions where they cannot establish permanent populations. Possible offspring in these regions do not return to their parents' origins but perish.

Reasons and examples

Seasonal migrants

Migratory behaviour in seasonal migrants is periodical. They share another quality in leaving their regions of origin with almost the entire population. The same behaviour then occurs in those regions into which they have immigrated.

The main difference between seasonal migrants of 1st and 2nd degree is to be found in gonadal development. In seasonal migrants of 1st degree there is no delay in gonadal development, i.e. one generation immediately follows another (e.g. *Cynthia cardui* or *Autographa gamma*). The imagines are capable of migrating into more suitable areas, if unfavourable (climatic) conditions occur in their primary target regions.

In seasonal migrants of 2nd degree gonadal development is retarded during their dormancy. Maturation starts at the end of this period. Simultaneously they begin to return to their regions of origin. Therefore the same individuals that emigrated are coming home (e.g. Danaus plexippus (URQUHART & URQUHART, 1976) and Agrotis infusa (COMMON, 1954)). During dormancy the eggs are undeveloped and fat tissue serves as energy storage (COMMON, I.c.; EITSCHBERGER, 1970). When migration proceeds fat tissue is reduced in accordance to egg development and deposition (EITSCHBERGER, I.c.).

Libythea celtis is new to the 1980-list of migratory Lepidoptera and is classified as a seasonal migrant of 2nd degree. But it occupies a special position within this group. The imagines, after returning from the higher altitudes of the mountains (with no gonadal development), enter another dormant phase, i.e. they hibernate. Reproduction then occurs in spring. L. celtis is therefore single-brooded (Higgins & Riley, 1978; Wolfsberger, 1966), whereas all the other known representatives of this group are potentially multi-brooded. According to its migratory behaviour Danaus plexippus is obviously a seasonal migrant of 2nd degree. Sporadic occurrence at the western coasts of Europe, especially in Great Britain, is most likely due to accidental dispersal by upper winds (Burton & French, 1969; Williams, 1930: 225-226). The populations known from the Canary Islands and Madeira (with no migratory behaviour!) may also have this origin. Ecological conditions (temperature, humidity) on these islands enable generations to continue with no need to enter dormancies following preceding migrations. Thorough investigations are still needed, however.

Inland migrants

They exhibit fundamental differencies in migratory behaviour in comparison with the group just discussed. Migration happens neither every year nor is it periodical. Migratory instinct is present and inducible by external factors. High population densities are presumably the main trigger. Their migrations are not necessary to ensure the maintenance of the species. More over all inland migrants are capable of surviving in their places of origin in an adequate developmental stage.

Current situation

Nowadays we are again in a state of stagnation. German nature conservation law discourages collaborators and membership is decreasing. Of the approximately 800 members of the DFZS active workers have become a small minority. Many stopped observing and some even cancelled membership. Others take the yearly reports on Lepidoptera migration for a mere enumeration of collecting places. They do not conceive that a comparison of the reports of succeeding years or a comparison with the reports of other countries will give quite a good survey of the migration events which have occurred.

Prospects

Speedy research with spectacular results is easy to do. But where tenacity and patience are the prerequisites for a long-standing prosecution of aims, the wheat is soon separated from the chaff. I know that the work must be continued without interruption or it will become worthless. I will continue to contribute what ever I can to encourage research into that fascinating phenomenon of Lepidoptera migration.

Literatur

- BURTON, J. F. & R. A. FRENCH (1969): Monarch butterflies coinciding with American passerines in Britain and Ireland. British Birds 62:493-494.
- COMMON, I. F. B. (1954): A study of the adult Bogong Moth, *Agrotis infusa* (BOISD.) (Lepidoptera: Noctuidae), with special references to its behaviour during migration and aestivation. Australian Journal of Zoology 2:223-263.
- EITSCHBERGER, U. (1970): Wanderfalterbeobachtungen im Mai 1969 in Spanien. Zugleich ein Beitrag über Gonadenuntersuchungen an Wanderfaltern. Atalanta 3:17-42.
- Eitschberger, U. & H. Steiniger (1973): Aufruf zur internationalen Zusammenarbeit an der Erforschung des Wanderphänomens bei Insekten. Atalanta 4:133-192.
- EITSCHBERGER, U. & H. STEINIGER (1980): Neugruppierung und Einteilung der Wanderfalter für den europäischen Bereich. Atalanta 11:254-261.
- GATTER, W. (1981): Insektenwanderungen. Kilda-Verlag, Greven.
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY (1978): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- SCHAIDER, P. (1976): Libythea celtis (LAICHARTING, 1782) ein Wanderfalter? (Lep. Libytheidae). Atalanta 7:19-21.
- URQUHART, F. A. & N. R. URQUHART (1976): Monarch Butterfly (Danaus plexippus) Overwintering Population in Mexico. Atalanta 7:56-61.
- WILLIAMS, C. B. (1930): The Migration of Butterflies. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- WOLFSBERGER, J. (1966): Die Macrolepidopteren-Fauna des Gardaseegebietes. Memorie del Museo Civico di Storia Naturale Verona 12:40-41.

Anschrift des Verfassers

Dr. ULF EITSCHBERGER Humboldtstr. 13a D-8688 Marktleuthen